

УДК 576.895.42 : 591.4

# УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА *IXODES PERSULCATUS*. II. АЛЬВЕОЛЫ III ТИПА ПИТАЮЩЕЙСЯ САМКИ

Ю. С. Балашов

Электронно-микроскопическими методами исследованы изменения в строении клеток альвеол III типа у питающейся самки *I. persulcatus*. В 1—2-е сут питания гранулосекретирующие железистые клетки *d* и *e* освобождаются от секреторных включений. Начиная с 3-х сут питания клетки *e* претерпевают морфологическую перестройку и вместе с интерстициальными клетками образуют в стенке альвеолы сложный лабиринт из цитоплазматических выростов и межклеточных полостей. Предполагается, что у питающихся клещей эти клетки выполняют осморегуляторные функции.

К настоящему времени твердо установлено, что избыточная вода и ионы, поступающие в организм клеща с кровью хозяина, сразу же выводятся со слюной паразита. Слюнные железы являются главным осморегуляторным органом клеща, который функционирует только на стадии питания. Объем слюны, выделяемой клещом за все время питания, во много десятков или даже в 100—300 раз превышает первоначальную массу тела голодной особи (Балашов, 1965; Tatchell, 1969; Kitaoka a. Morii, 1970).

Изучение цитологических особенностей слюнных желез иксодовых клещей позволило установить, что среди 3 типов альвеол слюнных желез самок клещей осморегуляторные функции выполняют альвеолы III типа. Эти альвеолы образуют основную массу ткани слюнной железы. С началом питания они подвергаются сложной трансформации, так что приобретают вид тонкостенных пузырьков, стенки которых пронизаны сложной системой межклеточных щелевидных полостей (Балашов, 1979a; Meredith a. Kaufman, 1973; Megaw a. Beadle, 1979; Fawcett e. a., 1981a, 1981b). Несмотря на большое число исследований, физиологические механизмы транспорта воды и ионов альвеолами III (Sauer, Essenberg, 1984) и участие в нем разных типов клеток до сих пор остаются предметом дискуссии. Кроме того, все цитированные выше работы были выполнены только на представителях одного из подсемейств иксодовых клещей — Ambliominae. Для подсем. Ixodinae строение и функции слюнных желез изучены значительно меньше, причем цитологические данные получены только светооптическими методами (Балашов, 1965; Binnington a. Stone, 1981).

В предыдущем сообщении (Балашов, 1979b) нами описано строение альвеол III типа у голодных самок таежного клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. В настоящей работе рассматриваются изменения этих альвеол во время питания на электронно-микроскопическом уровне. Для работы использовали самок таежного клеща, питавшихся в лаборатории на спине и ушах кроликов. Клещей снимали с кролика через 1, 2, 4 и 6 сут после прикрепления к хозяину при общей продолжительности питания 6—7 сут. Техника фиксации и исследования слюнных желез описаны ранее (Балашов, 1979b).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

По нашим наблюдениям (Балашов, 1979б), у голодной самки таежного клеща около  $\frac{2}{3}$  альвеолы III занимают 3—4 сильно гипертрофированные железистые клетки *d*, цитоплазма которых заполнена крупными электроннопрозрачными секреторными вакуолями. Апикальная часть альвеолы III образована небольшими железистыми клетками *e* с немногочисленными мелкими электронноплотными секреторными гранулами в цитоплазме. Между собой секреторные клетки не соприкасаются, будучи разделены интерстициальными (эпителиальными, париетальными, типа *p*) клетками. Внутриаальвеолярная полость развита слабо и занята микроворсинками апикальных поверхностей секреторных и интерстициальных клеток.

С началом питания альвеолы III претерпевают глубокую перестройку. Как видно в световом микроскопе (рис. 1, 1, 2; см. вкл.), диаметр альвеол III увеличивается с 50—60 мкм у голодных особей до 300 мкм у питающихся. В результате альвеола приобретает вид тонкостенного пузырька, растянутого жидким однородным содержимым. Подобная трансформация протекает в 1—2-е сут после прикрепления клеща к хозяину, так что на более поздних сроках уже все альвеолы III находятся в описываемом состоянии.

Рост альвеол III у питающихся клещей обеспечивается значительным увеличением размеров существовавших у голодной особи клеток. Клеточные деления в слюнных железах самок на этой стадии развития не наблюдаются. Процессы роста и морфогенеза ограничены в альвеолах III только железистыми клетками *e* и интерстициальными. Клетки *d*, наиболее крупные у голодных особей, освобождаются от секрета и дегенерируют уже в первые часы прикрепления. У самок, питавшихся дольше 1—2 сут, не удается обнаружить даже следов этих клеток.

В 1—2-е сут с начала питания внутриаальвеолярная полость по-прежнему невелика, щелевидной формы (рис. 1, 3). Для выстилающих ее апикальных концов клеток характерно чередование более светлых интерстициальных и темных железистых клеток типа *e*. Как и у голодной особи, железистые клетки *e* непосредственно не соприкасаются между собой. У питающегося клеща четко выявляется существование 2 форм интерстициальных клеток, одни из которых располагаются вокруг внутриаальвеолярной полости, а другие прилегают к базальной мембране. Соседние клетки *e* разделены узкими столбчатыми перегородками, представляющими базальные выросты интерстициальных клеток. Ядра этих клеток мельче, чем у железистых, а цитоплазма низкой электронной плотности (рис. 1, 3, 4). Для интерстициальных клеток базального ряда расположение ядер вблизи базальной мембраны и образование многочисленных ветвящихся цитоплазматических отростков является характерным признаком. Внутри стенки альвеолы межклеточные контакты немногочисленны, щелевидного типа. В результате стенка пронизана множеством межклеточных полостей, придающих ей сетевидную внешность (рис. 1, 4). Целостность структуры альвеолы обеспечивается хорошо развитой неклеточной базальной мембраной (рис. 1, 4) и зоной тесных апикальных межклеточных контактов вокруг внутриаальвеолярной полости (рис. 1, 3), которые относятся к характерному для членистоногих типу септированных десмосом (рис. 2, 2; см. вкл.).

Железистые клетки *e* претерпевают на стадии питания наиболее сложную морфологическую и функциональную перестройку. У голодных и питающихся 1—2-е сут особей это типичные гранулосекретирующие клетки. Уже у голодных самок в их цитоплазме заключены электронноплотные секреторные гранулы диаметром 0,3—2 мкм и хорошо развитая гранулярная эндоплазматическая сеть. С началом питания объем цитоплазмы клеток *e* увеличивается, но они сохраняют высокую электронную плотность (темная окраска на фотографиях). Гранулярная эндоплазматическая сеть образует в ней характерные концентрические фигуры из параллельных профилей цистерн (рис. 1, 4). Ядра этих клеток значительно крупнее, чем интерстициальных, с хорошо развитым ядрышком и небольшими глыбками хроматина вблизи ядерной оболочки.

Секреторные гранулы клеток *e* освобождаются в полость альвеолы путем экзоцитоза. В первые сутки питания процесс образования новых секреторных

гранул идет более интенсивно, чем их выведение из клетки. На 2-е сут питания синтез новых гранул замедляется и затем полностью прекращается. В результате к концу 2-х сут клетки полностью освобождаются от секрета, но в дальнейшем не дегенерируют, как было обнаружено у клеток *d*. Напротив, с прекращением синтеза секреторных гранул размеры клеток *e* начинают значительно увеличиваться, так как главным образом за их счет обеспечивается многократное увеличение объема альвеол III у питающихся особей.

В цитоплазме клеток *e* происходит распад гранулярной эндоплазматической сети на свободные рибосомы (рис. 2, 1) и в ней появляются многочисленные аутофагические лизосомы. Одновременно цитоплазма этих клеток образует множество сильно ветвящихся периферических выростов, внутри которых заключены митохондрии и другие органеллы. В результате клетка *e* состоит из центральной зоны, включающей крупное ядро с узким цитоплазматическим ободом, и более широкой зоны цитоплазматических отростков (рис. 2, 4).

Среди интерстициальных клеток наиболее сложную морфологическую дифференцировку претерпевают клетки, расположенные в базальной зоне альвеолы. Размеры их увеличиваются по сравнению с таковыми у голодающих особей в несколько раз за счет образования многочисленных базальных и латеральных выростов (рис. 2, 2, 3). Эти выросты сходны с таковыми клеток *e*, но обладают меньшей электронной плотностью цитоплазмы (более светлая окраска на микрофотографиях). Интерстициальные клетки апикальной зоны альвеолы также увеличиваются в размерах, но главным образом за счет апикальных частей, прилегающих к внутриальвеолярной полости. Их базальные отростки по-прежнему сохраняют форму тяжелой или септ, отделяющих друг от друга соседние клетки *e* (рис. 2, 2).

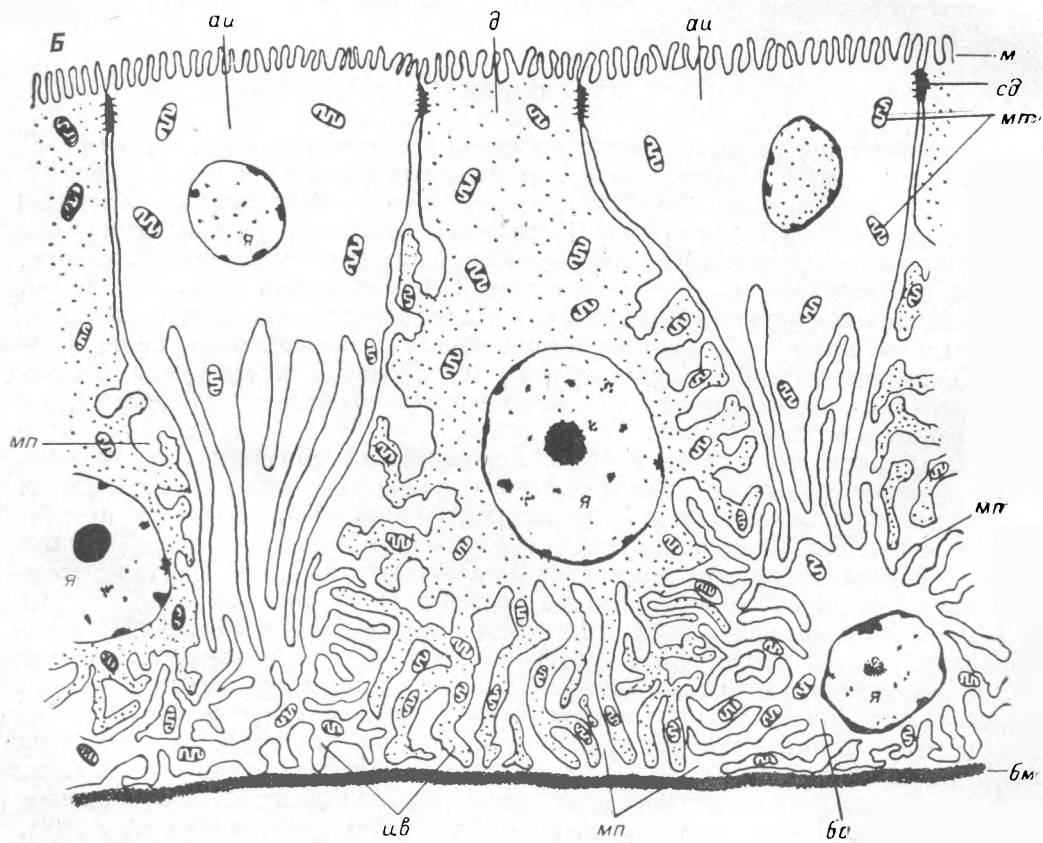
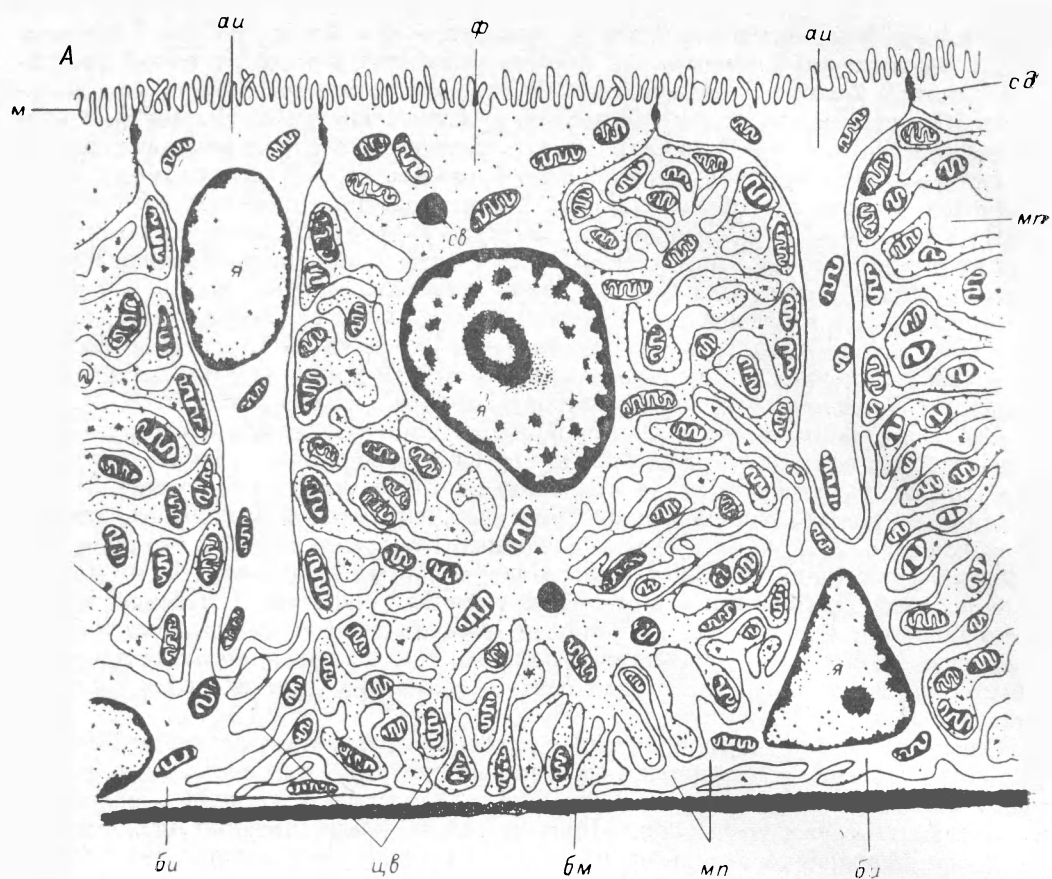
Описанные выше морфологические изменения превращают альвеолы III в характерные пузырьки, стенки которых имеют губчатую или сетевидную структуру благодаря множеству межклеточных полостей и системе ветвящихся цитоплазматических отростков. Лишь в самом конце питания наблюдается частичное втягивание отростков клеток *e*, но не исключено, что этот процесс является отражением общей дегенерации альвеолы III, закончившей цикл своей физиологической активности.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение наших данных о морфологических изменениях клеток альвеол III у питающихся самок *I. persulcatus* с аналогичными процессами в альвеолах III у представителей подсем. Ambliomminae (*Hyalomma asiaticum*, *Rhipicephalus appendiculatus*, *Boophilus microplus*, *Dermacentor andersoni*) подтверждает большое сходство в строении этих образований у 2 подсемейств иксодид. Различия связаны с наличием у клещей-амблиоммин 2 типов железистых клеток (*d*, *e*), разрушающихся в первые дни питания, а у иксодовых только одного аналогичного им типа клеток (*d*). Соответственно клеткам *f* амблиоммин, претерпевающим наиболее глубокие морфологические изменения и смену функций с железистой на осморегуляторную, соответствуют у иксодин очень сходные с ними по строению клетки *e*.

Интерстициальные клетки в обоих подсемействах образуют 2 морфологически отличные группы — апикальную и базальную. При этом у иксодин клетки апикальной группы относительно больших размеров, а формируемые ими базальные септы более массивны, чем у амблиоммин. Клетки базальной группы в обоих случаях образуют множество базальнолатеральных отростков, вступающих в тесный контакт с таковыми клеток *e* или *f* (рис. 3).

Наибольший интерес в морфологической трансформации альвеол III у питающихся клещей представляет превращение типичных гранулосекреторных клеток *e* в осморегуляторные клетки. Они приобретают все характерные для транспортных эпителиальных клеток членистоногих атрибуты (Cioffi, 1984) и в первую очередь систему цитоплазматических выростов, заключающих в себе митохондрии. Эти выросты посредством щелевидных контактов связаны с аналогичными выростами базальных интерстициальных клеток и превращают стенки альвеолы III питающегося клеща в своеобразную ситовидную структуру.





Подобное строение характерно для осморегуляторных органов многих беспозвоночных и солевых слезных желез птиц и на этом основании полагают (Meredith, Kaufman, 1973; Fawcett e. a., 1981b; Sauer, Essenberg, 1984), что аналогичную функцию выполняют альвеолы III иксодовых клещей. Наши данные о строении альвеол III у *I. persulcatus* подкрепляют эту гипотезу и свидетельствуют об универсальности строения и функционирования альвеол III у представителей обоих подсемейств иксодовых клещей.

#### Литература

- Балашов Ю. С. Механизм слюноотделения и морфолого-гистологические особенности слюнных желез иксодовых клещей (Acarina: Ixodidae). — Энтомол. обозр., 1965, т. 44, вып. 4, с. 785—802.
- Балашов Ю. С. Слюнные железы. — В кн.: Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. Л., Наука, 1979а, с. 28—34.
- Балашов Ю. С. Ультраструктурные особенности слюнных желез таежного клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). I. Гранулосекретирующие альвеолы голодной самки. — Паразитология, 1979б, т. 13, вып. 6, с. 572—581.
- Binnington K. C., Stone B. F. Developmental changes in morphology and toxin content of salivary gland of the Australian paralysis tick *Ixodes holocyclus*. — Internat. J. Parasitol., 1981, vol. 11, N 5, p. 343—351.
- Cioffi M. Comparative ultrastructure of Arthropod transporting epithelia. — Amer. Zool., 1984, vol. 24, N 1, p. 139—156.
- Fawcett D. W., Doxsey S., Buscher G. Salivary gland of the tick vector (*R. appendiculatus*) of East coast fever. I. Ultrastructure of the type III acinus. — Tissue a. Cell, 1981а, vol. 13, N 2, p. 209—230.
- Fawcett D. W., Doxsey S., Buscher G. Salivary gland of the tick vector (*R. appendiculatus*) of East coast fever II. Cellular basis for fluid secretion in the type III acinus. — Tissue a. Cell, 1981b, vol. 13, N 2, p. 231—253.
- Kitaoka S., Morii T. Ionic and water balance in the feeding process of Ixodid ticks. — Nat. Inst. Anim. Health Quart., 1970, vol. 10, N 1, p. 34—41.
- Megaw M. W., Beadle D. J. Structure and function of the salivary glands of the tick, *Boophilus microplus* Canestrini (Acarina: Ixodidae). — Internat. J. Insect Morphol. Embryol., 1979, vol. 8, N 1, p. 67—83.
- Meredith J., Kaufman W. R. A proposed site of fluid secretion in the salivary gland of the Ixodid tick *Dermacentor andersoni*. — Parasitology, 1973, vol. 67, N 2, p. 205—217.
- Sauer J. R., Essenberg R. C. Role of cyclic nucleotides and calcium in controlling tick salivary gland function. — Amer. Zool., 1984, vol. 24, N 1, p. 217—227.
- Tatchell R. J. The ionic regulatory role of the salivary secretion of the cattle tick *Boophilus microplus*. — J. Insect Physiol., 1969, vol. 15, N 8, p. 1421—1431.

Зоологический институт АН СССР  
Ленинград

Поступило 20 III 1985

#### ULTRASTRUCTURAL CHARACTERISTICS OF SALIVARY GLANDS OF *IXODES PERSULCATUS*. II. IIIId TYPE ALVEOLI OF FEEDING FEMALE

Yu. S. Balashov

#### SUMMARY

Electron microscope observations were conducted to study changes in the cellular structure of IIIId type alveoli of feeding females of *I. persulcatus*. Within the first 1—2 days of feeding granulosecreting glandular cells «d» and «e» get free of secretory inclusions. After that cells «d» degenerate completely and cells «e» undergo morphological transformations and start to fulfil osmoregulatory functions. From the third day of feeding cytoplasm of cells «e» and basal interstitial cells form a complex labyrinth from a system of branching processes limiting intercellular space from the basal to apical surfaces of alveolar wall. Cells «e» of *I. persulcatus* in their structure and functional activity closely resemble the earlier described cells «f» in alveoli III of the tick *Rhipicephalus appendiculatus*.

Рис. 3. Схема строения участка стенки альвеолы III типа питающейся самки *Rhipicephalus appendiculatus* (по: Fawcett e. a., 1981b) (А) и *Ixodes persulcatus* (Б).

ф — клетка типа f.  
Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

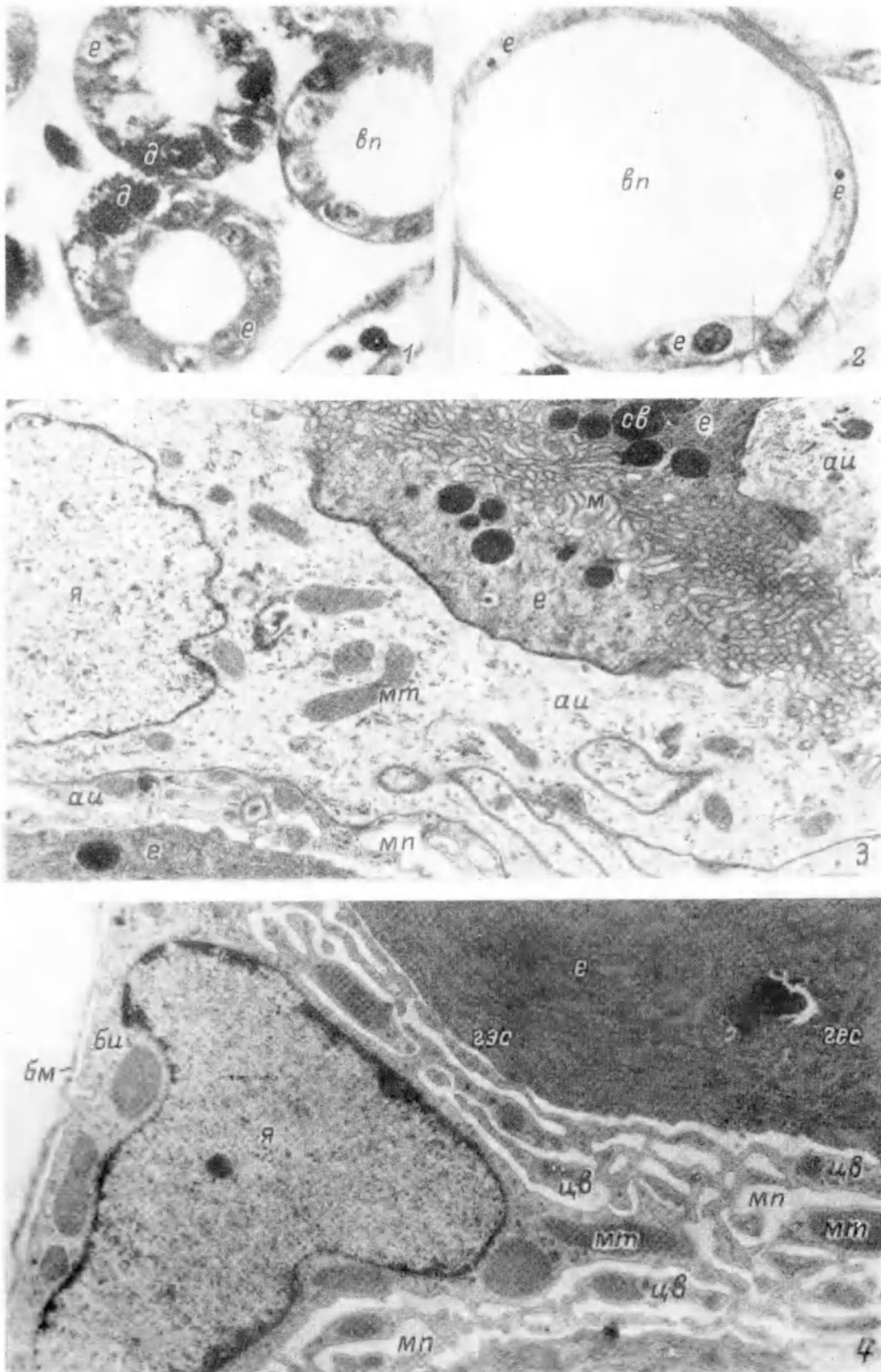


Рис. 1. Строение альвеол III типа питающейся самки. Увеличение: 1, 2 — 400; 3, 4 — 5000.

1 — альвеолы III на 2-е, 2 — на 5-е сут питания; 3 — апикальная, 4 — базальная зоны альвеолы III на 2-е сут питания. *аи* — апикальные; *бц* — базальные интерстициальные клетки; *бм* — базальная мембрана; *вп* — внутриальвеолярная полость; *гэс* — гранулярная эндоплазматическая сеть; *д* — клетка типа *д*, *е* — клетка типа *е*; *м* — микроворсинки; *мп* — межклеточные полости; *мм* — митохондрии; *св* — секреторные включения; *цв* — цитоплазматические выросты; *я* — ядро.

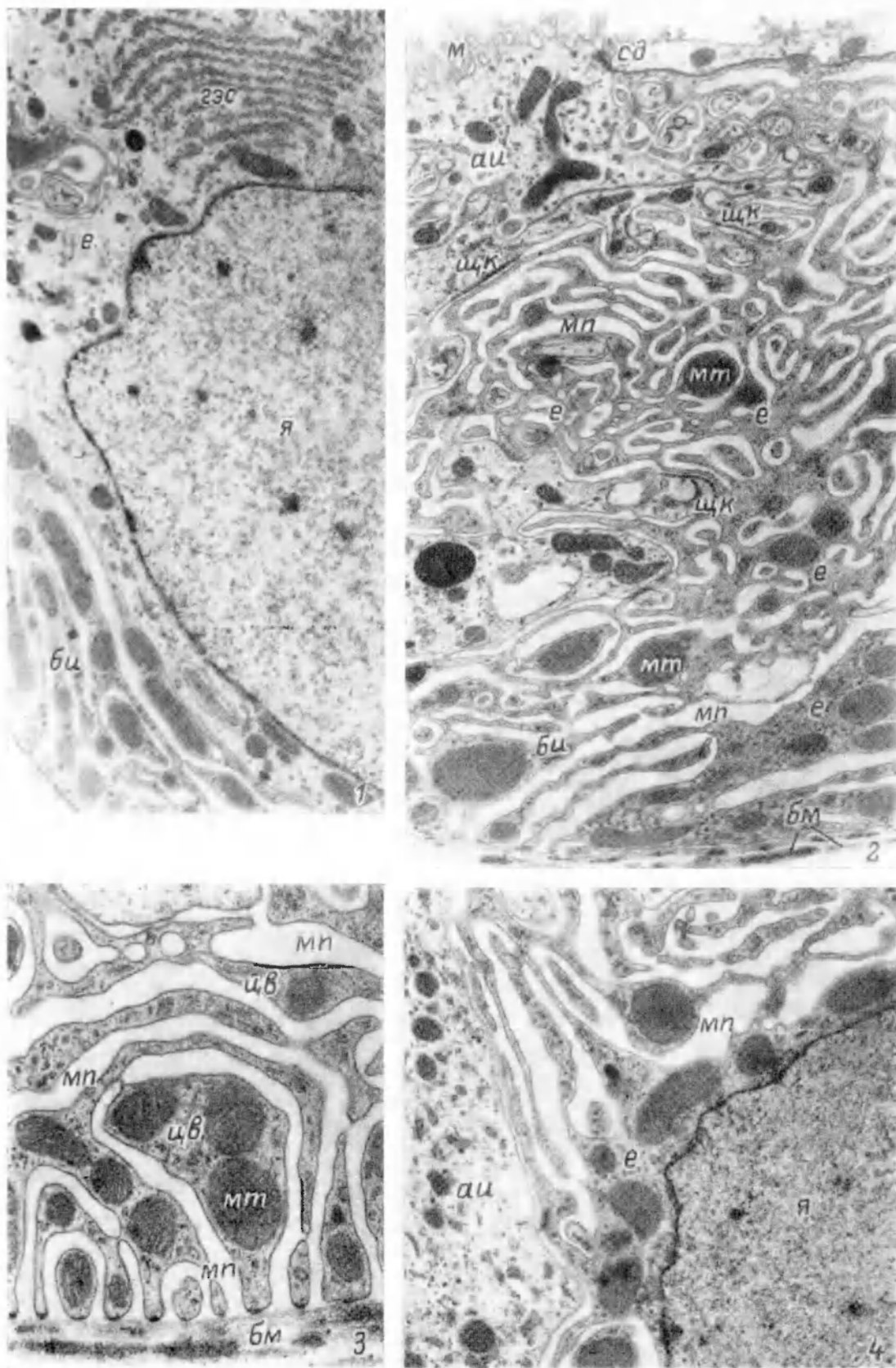


Рис. 2. Трансформация альвеол III во время питания. Увеличение: 1, 2 — 5000; 3, 4 — 9000.

1 — распад гранулярной эндоплазматической сети в конце 2-х сут питания; 2 — участок стенки альвеолы на 4-е сут; 3 — участок базального лабиринта; 4 — участок центральной зоны альвеолы, сд — септированная десмосома; шк — зона щелевидных межклеточных контактов. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.